2 月 February
2020, 63(2): 174 – 180
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http://www.insect.org.cn
doi: 10.16380/j.kcxb.2020.02.007

水稻条纹花叶病毒对介体电光叶蝉生长繁殖及取食行为的影响

李 盼[1], 张 洁[2], 岳 玥[1], 陈红燕[1], 吴 维[1], 魏太云[1], 贾东升[1,*]

(1. 福建农林大学植物保护学院, 福建省植物病毒学重点实验室, 福州 350002;
2. 云南省农业科学院生物技术与种质资源研究所, 昆明 650000)

摘要:【目的】由电光叶蝉 *Recilia dorsalis* 传播的水稻条纹花叶病毒(rice stripe mosaic virus, RSMV)目前在我国华南稻区大面积发生并对水稻生产造成严重危害。本研究旨在明确 RSMV 对介体电光叶蝉生长繁殖及取食行为的影响。【方法】通过生物学实验测定 RSMV 侵染后电光叶蝉的生长和生命表参数;利用刺吸电位(electrical penetration graph, EPG)技术比较携带和未携带 RSMV 的电光叶蝉成虫在健康水稻上的取食行为差异;采用 Y 型嗅觉仪测定电光叶蝉成虫对感染和未感染 RSMV 水稻的寄主选择倾向性。【结果】与无毒电光叶蝉相比,携带 RSMV 的电光叶蝉若虫发育历期延长,而若虫存活率、成虫羽化率、雌虫繁殖力和卵孵化率下降。无毒电光叶蝉成虫倾向于选择取食 RSMV 侵染的水稻,而带毒电光叶蝉成虫倾向于选择取食健康水稻。与无毒电光叶蝉相比,带毒电光叶蝉成虫取食健康水稻所产生的刺探波、障碍波和唾液分泌波次数和持续时间均显著增加,被动取食波和休息波次数减少但时间均延长。【结论】与无毒电光叶蝉相比,感染 RSMV 使带毒电光叶蝉若虫发育历期延长且不利于其种群的繁殖。RSMV 通过调控介体电光叶蝉成虫的取食和寄主选择行为而有利于自身在寄主水稻间的传播。

关键词: 电光叶蝉; 水稻条纹花叶病毒; 刺吸电位; 繁殖; 取食行为; 寄主选择行为
中图分类号: Q965.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2020)02-0174-07

Effects of *Rice stripe mosaic virus* on the growth, reproduction and feeding behavior of the vector *Recilia dorsalis* (Hemiptera: Cicadellidae)

LI Pan[1], ZHANG Jie[2], YUE Yue[1], CHEN Hong-Yan[1], WU Wei[1], WEI Tai-Yun[1], JIA Dong-Sheng[1,*]
(1. Fujian Province Key Laboratory of Plant Virology, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Biotechnology and Germplasm Resources Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650000, China)

Abstract:【Aim】Rice stripe mosaic virus (RSMV) transmitted by the leafhopper *Recilia dorsalis* has caused severe rice damage in southern China. This study aims to evaluate the effects of RSMV on the growth, reproduction and feeding behavior of the vector *R. dorsalis*.【Methods】The growth and life table parameters of *R. dorsalis* infected by RSMV were assayed by laboratory breeding experiments, and the feeding behavior of the nonviruliferous and viruliferous *R. dorsalis* on healthy rice plants was measured by the electrical penetration graph (EPG) technique. Finally, the host plant preference of *R. dorsalis* to RSMV-free and RSMV-infected rice plants was determined with Y-shaped olfactometer.【Results】When the *R. dorsalis* nymphs were infected with RSMV, the nymphal duration of viruliferous *R. dorsalis* was

基金项目: 国家自然科学基金项目(31870148, 31970160); 福建省自然科学基金面上项目(2019J01373, 2017J01435); 国家重点研发计划项目(2016YFD0300700)
作者简介: 李盼, 女, 1992 年 4 月生, 湖北黄冈人, 硕士研究生, 研究方向为水稻病毒与介体昆虫的互作机制, E-mail: xpmpyt@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: jiadongsheng2004@163.com
收稿日期 Received: 2019-09-17; 接受日期 Accepted: 2019-11-30

prolonged, while the nymphal survival rate, adult emergence rate, female fecundity and egg hatching rate were reduced as compared with those of the nonviruliferous *R. dorsalis*. In addition, the nonviruliferous *R. dorsalis* adults preferred RSMV-infected rice plants to RSMV-free rice plants, while the viruliferous *R. dorsalis* adults preferred to select RSMV-free rice plants rather than select RSMV-infected rice plants. The viruliferous *R. dorsalis* adults fed on RSMV-free rice plants had a higher number and longer duration of waveforms representing stylet puncture, penetration difficulties and salivation, and also exhibited a lower number and lengthened duration of waveforms representing phloem sap ingestion phase and resting behavior as compared to the nonviruliferous leafhoppers. 【Conclusion】The infection of RSMV lengthens the nymphal duration of viruliferous *R. dorsalis* compared with nonviruliferous *R. dorsalis* and is unfavorable to the propagation of viruliferous population. RSMV manipulates the feeding and host selection behavior of *R. dorsalis* adults to facilitate viral transmission between rice plants.

Key words: *Recilia dorsalis*; *Rice stripe mosaic virus*; electrical penetration graph; reproduction; feeding behavior; host selection behavior

植物病毒是农业生产中的重要病原物，全球目前已报道的植物病毒约 1 100 种，其中约 80% 是由特定的介体昆虫传播，由于缺乏有效的防治方法，病毒病给农业生产造成了重大的损失（Ng and Falk 2006；Hogenhout *et al*., 2008；叶健等，2018）。在农作物病毒病害的流行发生中，介体昆虫发挥着至关重要的作用，且植物病毒-介体昆虫-寄主植物三者间形成了复杂的互作关系。首先，由于病毒与介体昆虫的多样性，植物病毒对介体昆虫既存在有利的，也存在不利的影响（Hogenhout *et al*., 2008；Whitfield *et al*., 2015）。如感染水稻矮缩病毒（rice dwarf virus，RDV）的水稻提高了其介体黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 的存活率和产卵量，促进种群增长（王前进等，2018）；而南方水稻黑条矮缩病毒（southern rice black streaked dwarf virus，SRBSDV）会显著降低介体白背飞虱 *Sogatella furcifera* 若虫的存活率、延长若虫的发育历期及降低成虫寿命和繁殖力（Tu *et al*., 2013）。其次，植物病毒可以通过影响介体昆虫的取食行为而促进其自身的传播（Fereres and Moreno 2009；Dietzgen *et al*., 2016；Shikano *et al*., 2017），如植物病毒通过影响寄主植物的代谢过程或改变其性状，直接或间接使介体昆虫对寄主植物的吸引、选择、定居和取食等行为发生变化，进而促进病毒在寄主植物间的传播以及病害的远距离扩散（Moreno-Delafuente *et al*., 2013；Lu *et al*., 2016）。因此，植物病毒与介体昆虫之间的互作关系成为影响田间病毒病流行的重要因素（Stout *et al*., 2006）。

水稻条纹花叶病（rice stripe mosaic disease）是 2015 年在我国广东省罗定市被首次发现的水稻新病害，感病水稻出现植株矮化、叶片条纹状花叶、新叶扭曲，结穗率下降等症状（Yang *et al*., 2017a）。该病害由水稻条纹花叶病毒（rice stripe mosaic virus，RSMV）引起，RSMV 属于弹状病毒科（*Rhabdoviridae*）细胞质弹状病毒属 *Cytorhabdovirus* 的一个新种，主要由半翅目的电光叶蝉 *Recilia dorsalis* 以持久增殖型方式传播（Yang *et al*., 2017b），二点黑尾叶蝉 *Nephotettix virescens* 是其次要传播介体（Zhao *et al*., 2019）。目前该病害已扩散到广西、海南和云南等省，由于电光叶蝉种群繁殖能力强，扩散速度快，使该病害存在进一步蔓延的趋势（Yang *et al*., 2018）。近年来的研究已明确 RSMV 的基因组特征，RSMV 由介体电光叶蝉传播的特性，以及 RSMV 在介体昆虫体内的侵染过程（Yang *et al*., 2017a，2017b；Zhao *et al*., 2019），而关于 RSMV 如何影响电光叶蝉的生长繁殖和取食行为尚不清楚。

为此，本研究将通过生物学实验测评 RSMV 对电光叶蝉生长发育的影响；利用 EPG 技术比较感染和未感染 RSMV 的电光叶蝉在水稻上的取食行为，探究 RSMV 对电光叶蝉取食行为的影响；采用 Y 型嗅觉仪研究电光叶蝉对感染和未感染 RSMV 的水稻的偏好性差异。从而明确电光叶蝉-寄主植物-病毒三者之间的相互关系，揭示 RSMV 扩散流行的机制，为建立有效的病毒病害防控技术体系奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫和水稻

电光叶蝉采自广东省罗定市，经实验室筛选繁

殖后,无毒电光叶蝉在人工气候室(温度 26 ±1℃,光周期 16L∶8D,相对湿度 60% ~70%)中饲养于健康的感虫水稻品种 TN1 上,用于电光叶蝉寄主选择行为和生长发育实验。

感染 RSMV 的水稻采自广东省罗定市,种植于实验室水稻病毒圃。电光叶蝉 2 龄若虫在感染 RSMV 的水稻病株上取食 2 d 后转移至 TN1 水稻幼苗上饲养,获得电光叶蝉获毒种群,获毒后 10 d 的电光叶蝉用于 EPG 实验。同时将获毒后 10 d 的电光叶蝉向三叶期的日本晴水稻幼苗进行传毒,传毒后 30 d 通过症状观察并参照 Yang 等(2017b) RT-PCR 方法检测水稻带毒情况,鉴定后的带毒水稻供试。同时以未进行传毒的日本晴水稻作为健康水稻供试。

1.2 RSMV 侵染后电光叶蝉生长和生命表参数的测定

为了明确 RSMV 对电光叶蝉生长的影响,取 RSMV 侵染的水稻病株放入饲毒笼中,接入孵化不足 12 h 的电光叶蝉若虫约 200 头取食 12 h。同时用棉花包裹 10 d 苗龄的稻苗根部并装入大试管中(长 25 cm,直径 3 cm),每试管 1 株水稻,试管底部加适量水。接入毒株上取食 12 h 的若虫 1 头,以带纱网的试管盖封口。每日同一时间更换水稻幼苗 1 次,每 12 h 观察和记录若虫的蜕皮情况,直至羽化为成虫(Chen *et al*., 2016),并计算出不同龄期的发育历期。收集羽化后的成虫,并参照 Yang 等(2017b) RT-PCR 方法检测电光叶蝉带毒情况,筛选出 100 头带毒电光叶蝉。同时以在健康水稻上取食后的 100 头若虫作为对照组进行实验。电光叶蝉饲养于恒温培养箱中,培养条件为光周期 16L∶8D、相对湿度 60% ~70%、温度 26 ±1℃。实验重复 3 次。

为了明确 RSMV 对电光叶蝉种群繁殖的影响,按以上方法取 400 头刚孵化的电光叶蝉若虫至装有 1 株 10 d 苗龄稻苗的大试管中单头饲养,每日同一时间更换水稻幼苗 1 次。逐日观察,并记录 1 –5 龄若虫的存活数,以及羽化出的成虫和雌虫数。将羽化的成虫雌雄配对放入一个装有 1 株 10 d 苗龄稻苗的大试管中,每天更换稻苗,更换的水稻苗置于解剖镜下解剖,记录卵粒数,并将产的卵挑选到滤纸上孵化,统计孵化的卵数。在此过程中,若有雄虫死亡,及时补充新的电光叶蝉雄虫,直至雌虫全部死亡。没有产卵或所产卵均不能发育的雌虫视为交配失败。收集死后的成虫并参照 Yang 等(2017b) RT-PCR 方法检测带毒情况,筛选出带毒电光叶蝉数据,计算存活率 Su_{1-5}、羽化率(Emr)、雌性率(Fr)、交配率(Cr)、繁殖力(Fy)和卵孵化率(Ehr)。根据种群起始数量(No),预测下代种群数量(Nt)和种群趋势指数(I),计算公式为:$Nt = No \times Su_{1-5} \times Emr \times Fr \times Cr \times Fy \times Ehr$; $I = Nt/No$。随机取 100 头健康的电光叶蝉 1 龄若虫作为对照组进行实验。实验重复 3 次。

1.3 刺吸电位(EPG)记录与分析

利用 DC-EPG Giga-8(荷兰瓦赫宁根大学)刺吸电位技术监测感染和未感染 RSMV 电光叶蝉口针在健康水稻上的取食行为差异。供试电光叶蝉成虫饥饿处理 2 h 后,在 CO_2 短暂麻醉条件下迅速将一段 2 ~3 cm、直径 10 μm 的金丝一端粘连在电光叶蝉的前胸背板上,另一端与 EPG 工作传感器的铜线粘连,同时植物电极插在水稻生长的土壤中。当电光叶蝉口针刺入水稻组织时,回路接通,电流信号经电流放大器放大后保存于电脑上,再用 Probe 3.4 软件转化为波形图谱输出在电脑屏幕上保存、判断并转换为可供统计的数字文件(万贵钧, 2015)。每头成虫记录 5 h,每次记录结束后更换昆虫和水稻植株,感染 RSMV 和无毒电光叶蝉的处理组各测定 15 头成虫。实验在 25 ±1℃,相对湿度 60% ±10% 的安静房间内进行。

电光叶蝉取食波形判定参照陈勇(2015)关于电光叶蝉取食波形的分析进行鉴定,EPG 的各种波形代表刺吸式传毒昆虫的口针在寄主植物组织内不同的刺探和取食行为,具有不同的生物学意义:NP 波为非刺探波形,表示电光叶蝉停留在叶片上没有刺探;A 波代表试探性刺探,一般持续时间比较短;C 波代表口针刺探到韧皮部之前的主动取食波;E 波表示昆虫口针在韧皮部内的被动取食;F 波表示昆虫在刺探时的机械穿刺阻碍波;S 波是刺探波之后的唾液分泌波;R 波是休息波。波形分析采用 Stylet 软件,记录并输出每一个波形从开始到结束的时间,并进行数据分析。

1.4 电光叶蝉寄主选择行为的生物测定

使用 Y 型嗅觉仪测定电光叶蝉成虫对水稻的取食偏好性。取处于分蘖期的健康水稻和感染 RSMV 的水稻,分别放入 2 个味源瓶中,控制装置流量为 1.0 L/min。将 30 头健康电光叶蝉成虫引入 Y 型管的管柄中,待其爬至两臂夹角处开始计时,观察 6 h 内电光叶蝉对两臂味源瓶的选择趋向(Wang *et al*., 2014)。6 h 后停止行为观察,记录爬至各味源瓶中的电光叶蝉头数。同时,取 30 头饲毒后 10 d

的电光叶蝉成虫引入 Y 型管的管柄中，按以上方法测试带毒电光叶蝉对不同水稻的取食偏好性。6 h 后统计爬至各味源瓶中的电光叶蝉数目，并收集虫体，参照 Yang 等(2017b) RT-PCR 方法检测带毒虫数。每次测定更换 Y 型管，调换味源瓶方向，消除误差，每次试验重复 3 次。

1.5　数据分析

本研究所有数据均使用 GraphPad Prism 7.0 进行数据处理及分析。采用 *T* 检验比较分析电光叶蝉在健康与感病水稻上的发育历期、成虫寿命、羽化率及产卵量等。同时采用 *T* 检验比较分析电光叶蝉对健康与感病水稻的选择偏好性以及 RSMV 对电光叶蝉成虫取食波形出现次数和持续时间的影响。

2　结果

2.1　RSMV 对电光叶蝉生长繁殖的影响

对不同龄期电光叶蝉若虫在健康水稻幼苗上的发育历期进行统计，获得感染 RSMV 电光叶蝉若虫和无毒电光叶蝉若虫的 1, 2, 3, 4 和 5 龄若虫期以及总若虫期(表 1)。其中带毒电光叶蝉 1, 2, 3 和 5 龄以及若虫总发育历期均较无毒电光叶蝉若虫发育历期显著延长($P<0.05$)，仅 4 龄若虫发育历期无显著差异($P>0.05$)(表 1)。表明 RSMV 侵染电光叶蝉后显著延长了电光叶蝉若虫的发育历期。

系统分析 RSMV 对电光叶蝉生命表的影响，发现带毒电光叶蝉的若虫存活率为 65.75%，显著低于无毒电光叶蝉的 79.22%；带毒电光叶蝉的羽化率为 84.02%，显著低于无毒电光叶蝉的 90.56%($P<0.05$)；带毒电光叶蝉的繁殖力为 58.38 粒/雌虫，显著低于无毒电光叶蝉的 85.44 粒/雌虫($P<0.05$)；带毒电光叶蝉的卵孵化率为 60.28%，显著低于无毒电光叶蝉的 67.55%($P<0.05$)；此外，带毒电光叶蝉的雌性率和交配率与无毒电光叶蝉没有显著差异($P>0.05$)。综合计算带毒电光叶蝉的 F1 代种群趋势指数为 8.45，显著低于无毒电光叶蝉的 19.48($P<0.05$)(表 2)。以上结果表明 RSMV 侵染电光叶蝉后显著降低了昆虫的若虫存活率、羽化率、繁殖力和卵孵化率，从而显著降低了 F1 代的种群趋势指数，表明 RSMV 不利于电光叶蝉种群的繁衍。

表 1　水稻条纹花叶病毒侵染对电光叶蝉若虫发育历期的影响

Table 1　Effects of rice stripe mosaic virus (RSMV) infection on the nymphal duration of *Recilia dorsalis*

处理组 Treatment groups	1 龄若虫期(d) 1st instar nymphal duration	2 龄若虫期(d) 2nd instar nymphal duration	3 龄若虫期(d) 3rd instar nymphal duration	4 龄若虫期(d) 4th instar nymphal duration	5 龄若虫期(d) 5th instar nymphal duration	若虫总历期(d) Total nymphal duration
带毒 Viruliferous	3.75 ±0.14 a	3.25 ±0.14 a	3.85 ±0.08 a	3.26 ±0.06 a	5.84 ±0.14 a	19.95 ±0.35 a
无毒 Nonviruliferous	3.05 ±0.12 b	2.08 ±0.08 b	3.13 ±0.06 b	3.15 ±0.06 a	5.15 ±0.08 b	16.56 ±0.24 b

表中数据为平均数 ± 标准误；同列数据后不同字母表示带毒和无毒处理组间差异显著($P<0.05$, *T* 检验)。Data in the table are mean ± *SE*. Different letters following the data in the same column indicate a significant difference in nymphal duration between the viruliferous and nonviruliferous groups ($P<0.05$, *T*-test).

表 2　水稻条纹花叶病毒侵染对电光叶蝉生命表参数的影响

Table 2　Effects of rice stripe mosaic virus (RSMV) infection on the life table parameters of *Recilia dorsalis*

生物学参数 Biological parameter	带毒 Viruliferous	无毒 Nonviruliferous
起始种群数量 Number of individuals in the initial population	100	100
初生 -5 龄若虫存活率 Survival rate from neonate to the 5th instar nymph (%)	65.75 ±3.16 b	79.22 ±2.58 a
羽化率 Emergence rate (%)	84.02 ±2.32 b	90.56 ±1.47 a
雌性率 Proportion of females (%)	48.18 ±2.25 a	50.85 ±1.70 a
交配率 Mating rate (%)	90.26 ±4.65 a	92.52 ±4.26 a
繁殖力(单雌产卵量) Fecundity (number of eggs laid per female)	58.38 ±3.50 b	85.44 ±16.22 a
卵孵化率 Egg hatching rate (%)	60.28 ±2.16 b	67.55 ±2.65 a
下代预测虫量 Predicted number of offspring	845.43	1 947.98
种群趋势指数 Population trend index	8.45	19.48

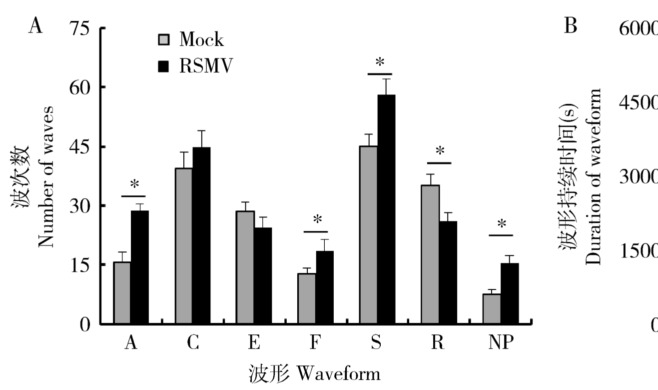
表中数据为平均数 ± 标准误；同行数据后不同字母表示带毒和无毒昆虫在生物学性状上差异显著($P<0.05$, *T* 检验)。Data in the table are mean ± *SE*. Different letters following the data in the same row indicate significant difference in biological parameter between viruliferous and nonviruliferous insects ($P<0.05$, *T*-test).

2.2 RSMV 感染对电光叶蝉成虫取食过程各波形出现次数和持续时间的影响

对带毒和无毒电光叶蝉进行刺吸电位波产生次数和持续时间进行分析和统计,发现携带 RSMV 的电光叶蝉比无毒电光叶蝉取食过程中产生 A, F, S 和 NP 波的次数显著增加($P<0.05$),产生 C 和 E 波的总次数没有明显差异($P>0.05$),而产生 R 波的次数显著下降($P<0.05$)(图 1: A)。同时对不同取食波形持续时间进行统计,发现携带 RSMV 的电光叶蝉产生 A, C, F, S, R 和 NP 波的时间显著高于无毒电光叶蝉($P<0.05$),而产生的 E 波总时间显著低于无毒电光叶蝉($P<0.05$)(图 1: B)。综合不同波形产生的次数和持续时间,以及波形所代表的取食行为,表明携带 RSMV 的电光叶蝉在水稻上刺探取食时增加了障碍波和刺探波的次数,以及唾液分泌波的次数和时间;同时电光叶蝉被动取食行为减少,休息波次数减少,但每次休息时间延长。

2.3 RSMV 对电光叶蝉成虫寄主选择行为的影响

通过 Y 型嗅觉仪对电光叶蝉成虫的寄主选择行为进行测定,在无毒电光叶蝉成虫中,约 11 头选择 RSMV 侵染的水稻,约 5 头选择健康水稻,表明无毒电光叶蝉成虫极显著趋向于选择 RSMV 侵染的水稻($P<0.01$)。同时在获取 RSMV 的电光叶蝉成虫中,经检测约 8 头选择健康水稻,约 2 头选择 RSMV 侵染的水稻,表明带毒电光叶蝉极显著趋向于选择健康水稻($P<0.01$)(图 2)。



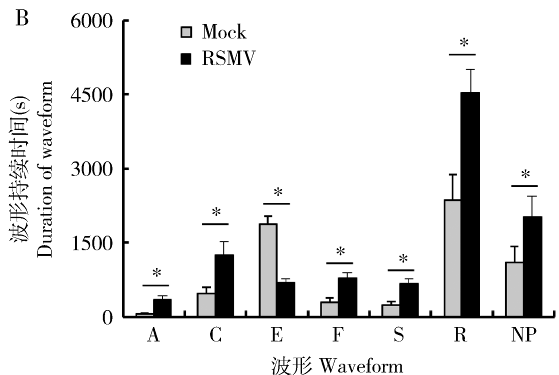


图 1 水稻条纹花叶病毒对电光叶蝉成虫取食波形出现次数(A)和持续时间(B)的影响

Fig. 1 Effects of rice stripe mosaic virus (RSMV) infection on the number of waves (A) and duration (B) of each feeding waveform for *Recilia dorsalis* adults

A: 刺探波 Probing wave; C: 主动取食波 Active ingestion wave; E: 被动取食波 Passive ingestion wave; F: 障碍波 Obstructive wave; S: 唾液分泌波 Saliva excreting wave; R: 休息波 Resting wave; NP: 非刺探波 Non-probing wave; Mock: 无毒电光叶蝉 Nonviruliferous *R. dorsalis*; RSMV: 带毒(RSMV 侵染)电光叶蝉 Viruliferous (RSMV-infected) *R. dorsalis*. 图中数据以平均值 ± 标准误表示;星号表示电光叶蝉在健康水稻和 RSMV 侵染水稻上产生不同取食波形出现次数或持续时间差异显著($P<0.05$, T 检验)。Data in the figure are mean ± *SE*. The asterisk indicates significant difference in the number of waves and duration of each feeding waveform between *R. dorsalis* adults feeding on healthy and RSMV-infected rice plants ($P<0.05$, T-test).

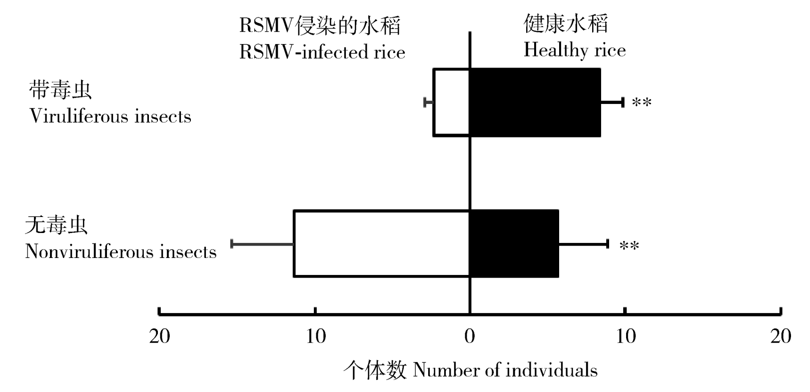


图 2 携带 RSMV 和无毒电光叶蝉成虫对健康和感病水稻的选择

Fig. 2 Host plant selection of RSMV-infected and non-infected *Recilia dorsalis* adults to healthy and RSMV-infected rice plants

图中数据以平均值 ± 标准误表示;双星号表示电光叶蝉成虫在健康水稻和 RSMV 侵染水稻间选择性取食的差异极显著($P<0.01$, T 检验)。Data in the figure are mean ± *SE*. The double asterisk indicates extremely significant difference in the selection of *R. dorsalis* adults to healthy and RSMV-infected rice plants ($P<0.01$, T-test).

3　讨论

植物病毒的传播是基于病毒-宿主-介体间三者互作关系的复杂过程(Dáder *et al.*, 2017)。植物病毒对介体昆虫的影响直接关系到病害的扩散和蔓延(Mauck *et al.*, 2012)。本研究结果发现 RSMV 侵染延长了电光叶蝉若虫的总发育历期。基于电光叶蝉若虫的获毒和传毒效率均高于成虫(Yang *et al.*, 2017b),推测病毒侵染延长若虫的发育历期对病毒的传播是有利的。同时发现 RSMV 对电光叶蝉的存活率、羽化率和繁殖力有显著影响,与无毒电光叶蝉相比,RSMV 侵染的电光叶蝉存活率下降,羽化率降低,产卵率显著下降,导致种群趋势指数显著下降。这与水稻瘤矮病毒(rice gall dwarf virus, RGDV)对电光叶蝉生长繁殖的影响(Chen *et al.*, 2016)相似,而不同于 RDV 有利于黑尾叶蝉种群的繁殖(王前进等, 2018)。表明电光叶蝉作为主要介体传播 RSMV 和 RGDV 的过程中,病毒的侵染降低了电光叶蝉的生长繁殖能力而不利于其种群的增长。

以持久增殖型方式传播的植物病毒需在昆虫体内增殖并扩散到唾液腺,随着唾液的分泌传播到健康植物(Hogenhout *et al.*, 2008)。植物病毒在昆虫体内的增殖对介体昆虫的取食行为产生直接的影响。本研究通过 EPG 测定发现 RSMV 感染的电光叶蝉在健康水稻上刺探取食的刺探波和取食时唾液分泌波次数显著增多,同时在水稻上刺探取食产生的障碍波次数和时间也增多,表明病毒侵染降低了电光叶蝉在植物韧皮部成功取食的能力,需要更多的刺探尝试。这些因素的变化有利于介体电光叶蝉在刺探过程中将携带病毒的唾液分泌到植物中,从而提高病毒的传播效率(施艳等, 2013)。该现象与 RGDV 对电光叶蝉取食行为的影响(陈勇, 2015)相同,推测一方面病毒侵染的电光叶蝉可能需要获取更多的能量物质维持除自身需要外病毒增殖的需求,另一方面病毒侵染降低了电光叶蝉成功取食的能力,产生更多的障碍波,这也可能是病毒侵染导致电光叶蝉种群繁殖能力下降的重要原因。此外,在带毒虫主动取食波时间延长的情况下,被动取食行为减少,休息波次数减少,进一步表明 RSMV 侵染不利于电光叶蝉的取食,导致其增加主动取食行为,并减少了休息频率。

然而,植物病毒也可以通过间接作用改变介体昆虫的寄主选择倾向性,以利于病毒的传播和扩散(施艳等, 2013)。本研究发现感染 RSMV 的水稻显著吸引电光叶蝉前来取食,而带毒电光叶蝉倾向于取食健康水稻,表明 RSMV 对电光叶蝉寄主选择倾向性的影响,有利于病毒在植物间的扩散。该结果与 SRBSDV 对介体白背飞虱寄主选择倾向性的影响,黄瓜花叶病毒(cucumber mosaic virus, CMV)对介体蚜虫寄主选择倾向性的影响(Mauck *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2014)相似,均表现出感病植株对无毒介体昆虫的吸引,以及带毒介体昆虫对健康植株的喜好。表明这种病毒对介体昆虫寄主选择倾向性的影响模式一方面提高了介体昆虫种群的获毒率,另一方面促进了带毒种群对病毒的传播效率,同时也表明持久传播和非持久传播的植物病毒与介体昆虫间存在相似的互作模式。已有的研究表明 CMV 通过沉默抑制子 2b 蛋白与拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 和烟草茉莉酸防御途径下游的 JAZ 蛋白互作而抑制茉莉酸的生成,从而提高感病植株对介体蚜虫的吸引力(Wu *et al.*, 2017),而关于 RSMV 如何调控植物激素或挥发物影响昆虫寄主选择倾向性的机制尚不清楚,后续将进一步深入研究。

参考文献(References)

Chen Y, 2015. Mechanisms of Transmitting *Rice gall dwarf virus* by *Recilia dorsalis* Regulated by Cell Autophagy. Postdoctoral Dissertation, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. [陈勇, 2015. 细胞自噬调控介体电光叶蝉传播水稻瘤矮病毒的机制. 福州: 福建农林大学博士后出站报告]

Chen Y, Lu C, Li M, Wu W, Zhou G, Wei T, 2016. Adverse effects of *Rice gall dwarf virus* upon its insect vector *Recilia dorsalis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Plant Dis.*, 100(4): 784–790.

Dáder B, Then C, Berthelot E, Ducousso M, Ng JC, Drucker M, 2017. Insect transmission of plant viruses: multilayered interactions optimize viral propagation. *Insect Sci.*, 24: 929–946.

Dietzgen R, Mann K, Johnson K, 2016. Plant virus-insect vector interactions: current and potential future research directions. *Viruses*, 8(11): 303.

Fereres A, Moreno A, 2009. Behavioral aspects influencing plant virus transmission by homopteran insects. *Virus Res.*, 141(2): 158–168.

Hogenhout SA, Ammar el-D, Whitfield AE, Redinbaugh MG, 2008. Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 46: 327–359.

Lu GH, Zhang T, He YG, Zhou GH, 2016. Virus altered rice attractiveness to planthoppers is mediated by volatiles and related to virus titer and expression of defence and volatile-biosynthesis genes. *Sci. Rep.*, 6: 38581.

Mauck KE, Bosque-Pérez NA, Eigenbrode SD, Moraes CM, Mescher MC, 2012. Transmission mechanisms shape pathogen effects on host-vector interactions: evidence from plant viruses. *Funct. Ecol.*, 26(5): 1162 – 1175.

Mauck KE, De Moraes CM, Mescher MC, 2010. Deceptive chemical signals induced by a plant virus attract insect vectors to inferior hosts. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(8): 3600 – 3605.

Moreno-Delafuente A, Garzo E, Moreno A, Fereres A, 2013. A plant virus manipulates the behavior of its whitefly vector to enhance its transmission efficiency and spread. *PLoS ONE*, 8(4): e61543.

Ng JC, Falk BW, 2006. Virus-vector interactions mediating nonpersistent and semipersistent transmission of plant viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 44: 183 – 212.

Shi Y, Wang YZ, Tang QB, Yan FM, 2013. Interactions between insect vector behavior and plant virus transmission. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 50(6): 1719 – 1725. [施艳, 王英志, 汤清波, 闫凤鸣, 2013. 昆虫介体行为与植物病毒的传播. 应用昆虫学报, 50(6): 1719 – 1725]

Shikano I, Rosa C, Tan CW, Felton GW, 2017. Tritrophic interactions: microbe-mediated plant effects on insect herbivores. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 55: 313 – 331.

Stout MJ, Thaler JS, Thomma BP, 2006. Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, 51: 663 – 689.

Tu Z, Ling B, Xu DL, Zhang MX, Zhou GH, 2013. Effects of southern rice black-streaked dwarf virus on the development and fecundity of its vector, *Sogatella furcifera*. *Virol. J.*, 10: 145.

Wan GJ, 2015. Effects of Virus and Magnetic Field on the Development, Reproduction and Behaviour of Rice Planthopper. PhD Dissertation, Nanjing Agricultural University, Nanjing. [万贵钧, 2015. 病毒和磁场对稻飞虱发育、生殖及行为的影响研究. 南京: 南京农业大学博士学位论文]

Wang H, Xu D, Pu L, Zhou G, 2014. Southern rice black-streaked dwarf virus alters insect vectors' host orientation preferences to enhance spread and increase rice ragged stunt virus co-infection. *Phytopathology*, 104(2): 196 – 201.

Wang QJ, Dang C, Fang Q, Ye GY, 2018. Influence of *Rice dwarf virus* on biological parameters and population growth of vector insect *Nephotettix cincticeps* (Uhler) (Hemiptera: Cicadellidae). *Chin. J. Rice Sci.*, 32(1): 89 – 95. [王前进, 党聪, 方琦, 叶恭银, 2018. 水稻矮缩病毒对介体昆虫黑尾叶蝉生物学参数及种群增长的影响. 中国水稻科学, 32(1): 89 – 95]

Whitfield AE, Falk BW, Rotenberg D, 2015. Insect vector-mediated transmission of plant viruses. *Virology*, 479 – 480: 278 – 289.

Wu D, Qi T, Li WX, Tian H, Gao H, Wang J, Ge J, Yao R, Ren C, Wang XB, Liu Y, Kang L, Ding SW, Xie D, 2017. Viral effector protein manipulates host hormone signaling to attract insect vectors. *Cell Res.*, 27(3): 402.

Yang X, Chen B, Zhang T, Li ZB, Xu CH, Zhou GH, 2018. Geographic distribution and genetic diversity of rice stripe mosaic virus in southern China. *Front. Microbiol.*, 9: 3068.

Yang X, Huang J, Liu C, Chen B, Zhang T, Zhou G, 2017a. Rice stripe mosaic virus, a novel cytorhabdovirus infecting rice via leafhopper transmission. *Front. Microbiol.*, 7: 2140.

Yang X, Zhang T, Chen B, Zhou G, 2017b. Transmission biology of rice stripe mosaic virus by an efficient insect vector *Recilia dorsalis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Front. Microbiol.*, 8: 2457.

Ye J, Gong YQ, Fang RX, 2017. Research progress and perspective of tripartite interaction of virus-vector-plant in vector-borne viral diseases. *Bull. Chin. Acad. Sci.*, 32(8): 845 – 855. [叶健, 龚雨晴, 方荣祥, 2017. 病毒-昆虫-植物三者互作研究进展及展望. 中国科学院院刊, 32(8): 845 – 855]

Zhao P, Sun X, Li P, Sun JT, Yue Y, Wei J, Wei TY, Jia DS, 2019. Infection characteristics of rice stripe mosaic virus in the body of the vector leafhoppers. *Front. Microbiol.*, 9: 3258.

(责任编辑: 赵利辉)